

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg/Lahn
Direktor: Prof. Dr. med. H. Hensel

Reaktionszeiten auf Temperaturreize beim Menschen in Abhängigkeit vom Reizort

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades der gesamten Medizin
des Fachbereiches Humanmedizin der
Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Ulrich Pfaff
aus Goßfelden

Marburg 1976

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg/Lahn
Direktor: Prof. Dr. med. H. Hensel

Reaktionszeiten auf Temperaturreize beim Menschen in Abhängigkeit vom Reizort

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades der gesamten Medizin
des Fachbereiches Humanmedizin der
Philipps-Universität Marburg/Lahn

vorgelegt von
Ulrich Pfaff
aus Goßfelden

Marburg 1976



Angenommen vom Fachbereich Humanmedizin der
Universität Marburg am: 11. 6. 76

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs

Dekan: Prof. Dr. H. Oepen
Referent: Prof. Dr. H. Fruhstorfer
Correferent: Prof. Dr. Braasch

Für meine Eltern
und Großeltern
zum Dank für ihre
immer großartige
Unterstützung

Inhaltsverzeichnis

I	Einleitung	4
1.	Allgemeines über die Spezifität der Hautsinne	4
1.1.	Theorien, denen eine räumliche Trennung der Empfindungsqualitäten zugrunde liegt (Ortstheorien)	4
1.2.	Der Ortstheorie widersprechende Theorien	5
1.3.	Zusammenfassung	8
2.	Spezifität der Temperaturempfindung	9
2.1.	Historisches	
2.2.	Elektrophysiologie	9
2.2.1.	Thermorezeptoren der Haut	9
2.2.2.	Zentrale Leitungsbahnen der Thermosensibilität	12
2.2.3.	Thermorezeptoren im ZNS	13
2.2.4.	Zusammenfassung	13
2.3.	Psychophysiologische Untersuchungen zur Temperaturempfindung	14
3.	Problemstellung	16
II	Methodik	19
III	Auswertung	23
IV	Ergebnisse	25
V	Diskussion	34
VI	Zusammenfassung	41
VII	Literaturverzeichnis	42

I Einleitung

1. Allgemeines über die Spezifität der Hautsinne

Im Laufe der letzten 100 Jahre hat in der Sinnesphysiologie immer wieder die Frage der Spezifität vor allem der Hautsinne eine zentrale Rolle gespielt; sie ist letztlich bis heute nicht eindeutig beantwortbar (Geldard 1972).

1.1. Theorien, denen eine räumliche Trennung der Empfindungsqualitäten zugrunde liegt (Ortstheorien).

Müller (1838) nahm als erster an, daß die verschiedenen Sinnesempfindungen durch Reizung verschiedener Nerven hervorgerufen würden. Er ging davon aus, daß ein bestimmter Nerv, gleichgültig durch welchen Reiz aktiviert, immer die gleiche Empfindung hervorrufe. Müller nannte das die "spezifische Sinnesenergie" der Nerven (sensorische Spezifität s.u.). Er ließ allerdings offen, ob diese "spezifische Sinnesenergie" durch spezifische Rezeptoren und Leitungsbahnen oder durch zentrale Verarbeitungsstrukturen bestimmt werde. Eine Unterscheidung zwischen verschiedenen Hautsinnen traf Müller noch nicht.

Die Entdeckung, daß die Temperatursensibilität sich nicht gleichmäßig über die Haut erstreckt, sondern an verschiedenen dicht liegenden Kalt- und Warmsinnespunkten verstärkt auftritt (Blix 1884, Goldscheider 1885, und Donaldson 1885), führte v. Frey 1895-97 zur Entwicklung seiner Hautsinnestheorie: Er postulierte einen Kalt-, Warm-, Berührungs- und Schmerzsinne und ordnete ihnen jeweils spezifische Rezeptoren und Leitungsbahnen zu. Diese Theorie bestimmte in den folgenden Jahren die Diskussion in dieser Frage.

Immer wieder wurde versucht, Zusammenhänge zwischen den auch für die anderen Sinnesqualitäten entdeckten "Sinnespunkten" und morphologischen Strukturen in der Haut herzustellen.

len. So galten die Ruffinikörperchen als Warm-, die Krause'schen Endkolben als Kaltrezeptoren, Vater-Pacini und Meissner'sche Körperchen als Tastorganellen.

So wurden viele tatsächliche aber auch vermeintliche Strukturen in der Haut als Rezeptor oder besonderes Körperchen definiert; die meisten dieser Strukturen ließen sich nach Überprüfung mit verbesserten histologischen Methoden jedoch nicht mehr nachweisen (Sinclair 1967, Andres and Düring 1973).

Ein wichtiges Beispiel für derartige Versuche ist die Arbeit von Bazett et al. (1932) für den Bereich der Temperaturrezeptoren. Man führte Reaktionszeitversuche auf Temperaturreize an der Außenseite der Vorhaut des Menschen durch und ermittelte unterschiedliche Reaktionszeiten für Kalt- und Warmreize. Bazett und Mitarbeiter führten das auf die unterschiedliche Tiefenlage der Rezeptoren zurück und errechneten für die Kaltrezeptoren eine Tiefenlage von 0.1 mm, für Warmrezeptoren von 0.3 mm.

Bei histologischen Untersuchungen der Vorhaut fanden sie in den errechneten Tiefen die Krause'schen Endkolben (0.1 mm) und die Ruffinikörperchen (0.3 mm). Zur Absicherung ihrer Ergebnisse reizten sie die Penisvorhaut mit den gleichen Reizen von der Innenseite und erhielten genau umgekehrte Ergebnisse: die Reaktionszeit war diesmal für Warmreize kürzer und für Kaltreize länger, die Streuung der Werte für Kaltreize hatte zugenommen. Mit diesen Ergebnissen sahen sie ihre Auffassung bestätigt, daß Warm- und Kaltrezeptoren verschieden tief liegen und den dort nachgewiesenen Rezeptorstrukturen entsprechen.

Eine Vielzahl von Untersuchungen ähnlicher Thematik für alle Sinnesqualitäten sind bei v. Skramlik (1937) und Hensel (1952a) referiert.

1.2. Der Ortstheorie widersprechende Theorien

Schon früh erhob sich Widerspruch gegen die Auffassung, den verschiedenen Sinnesqualitäten räumlich und qualita-

tiv unterschiedliche Systeme der Rezeption und Leitung zuzuordnen ("Ortstheorien" Hensel 1961).

So beschrieb Head (1905) ein dualistisches System der Hautsinne. Er stellte eine epikritische, spezifische Sensibilität einer mehr diffusen, protopathischen Sensibilität gegenüber, die zwei getrennte Leitungssysteme benutzen sollten. Es mußte allerdings offen bleiben, wie im epikritischen System die verschiedenen spezifischen Empfindungen zustande kommen; schon aus diesem Grunde erlangte Head's Vorstellung keine zentrale Bedeutung (Sinclair 1967).

1927 stellte Nafe in ersten Ansätzen eine Theorie zur Diskussion, die er auf Grund der Erkenntnisse von Adrian (1926) entwickelt hatte. Adrian, später auch Zottermann (1933) entdeckten bei den ersten elektrophysiologischen Untersuchungen der Hautsensibilität, daß bei einer adäquaten Reizung der Haut die sensiblen Nerven mit einer elektrischen Aktivitätszunahme reagierten; es ließen sich Impulsfolgen unterschiedlicher Frequenz und zeitlicher Anordnung ableiten.

Nafe entwickelte in seinen Arbeiten (1927, 1929, 1934) die These, daß die Impulsmuster, erzeugt von mehreren unspezifischen Rezeptoren, auf Grund ihrer räumlichen und zeitlichen Anordnung eine Erkennung der Reize im ZNS ermöglichten. Im Falle der Temperaturempfindung sollten diese Muster durch die Änderung des Kontraktionszustandes der kleinsten Unterhautgefäße erzeugt werden (Nafe and Wagoner 1937, Kenshalo and Nafe 1963), da allgemein "Bewegung" entweder der Nervenendigungen selbst oder des Gewebes in der Umgebung als adäquater Reiz für die Entstehung der Impulsmuster angenommen wurde. Spezifische Rezeptoren und Leitungsbahnen lehnte Nafe ab.

Gestützt wurde Nafes "Pattern-Theorie" unter anderem durch die Ergebnisse von Hagen et al. (1953) und Sinclair

(1955), die nachwiesen, daß zwischen der Temperaturempfindlichkeit der Haut, die sich auf die Sinnespunkte konzentriert, und etwa darunter liegenden "Rezeptorstrukturen" außer in der behaarten Haut kein Zusammenhang besteht. Dies bedeutet, daß auch in Hautgegenden ohne sichtbare Strukturen Temperaturempfindungen auszulösen sind. Untersuchungen an der Cornea der Katze und des Menschen (Dawson 1963, Kenshalo 1960, 1970, Sinclair 1967, Geldard 1972 und Hensel 1973a) zeigten ebenfalls, daß dort zwar Wärme- und Kältesensibilität nachweisbar ist, jedoch außer freien Nervenendigungen keine spezifischen Nervenstrukturen zu finden sind.

Die Tatsache, daß in der Cornea keine Gefäße liegen die "patterns" erzeugen könnten, brachte die ursprüngliche Theorie Nafes ins Wanken. In der Folgezeit nahm man daher freie, unspezifische Nervenendigungen als Ausgangspunkt der Impulsmuster an; die Qualität der Reize sollte durch die spezifischen Eigenschaften der jeweiligen Hautschichten, in denen die Nerven enden, bestimmt werden (Sinclair 1967).

Allerdings ist offengeblieben, wie die Eigenschaften der verschiedenen Hautschichten für die Erkennung der Reizqualitäten bestimmend sein könnten. Weiter ließen sich zeitliche Muster, wie die Bildung von Impulsgruppen, bei vielen Rezeptoren bisher nicht nachweisen. Auch die Existenz der schon früh entdeckten Sinnespunkte konnte durch eine "Pattern-Theorie" nicht genügend erklärt werden (Hensel 1961, Melzack et al. 1962). Die Ergebnisse der Elektrophysiologie, die im folgenden für die Temperaturempfindlichkeit noch genauer ausgeführt werden, sprechen in weiten Bereichen ebenfalls eher gegen unspezifische Rezeptoren.

1.3. Zusammenfassung

Insgesamt stehen sich heute noch immer Ansätze im Sinne der "Ortstheorie" und der eher unspezifischen "Patterntheorie" gegenüber (Geldard 1972). Vorschläge, die beide Ansätze zusammenzufassen suchten (Melzack and Wall 1962), haben sich nicht durchsetzen können. Sie postulierten spezifische Rezeptoren, die "Patterns" erzeugen, welche dann auf unspezifischen Leitungsbahnen ins ZNS gelangen sollten.

2. Spezifität der Temperaturempfindung

Die Probleme der Spezifität der Hautsinne sind insbesondere bei der Diskussion um die Temperatursensibilität aufgetreten. Es wurde immer wieder die Frage gestellt, ob Temperaturempfindungen über ein oder mehrere Rezeptor- und Leitungssysteme vermittelt würden.

2.1. Historisches

Schon Hering (1877) behauptete, daß Kalt- und Warmempfindungen nur zwei quantitativ verschiedene Zustände ein und desselben Systems seien, daß also ein mehr oder weniger an Erregung dieses Systems die Empfindung Kalt oder Warm herbeiführe. Riley (1894) kam zu ähnlichen Schlüssen. Doch schon durch den Nachweis der Sinnespunkte durch Blix (1884) und andere wurde dieser Ansatz sehr früh zurückgedrängt. Später haben dann vor allem Rein (1925) und Strughold und Porz (1931) ausführliche Untersuchungen über die Verteilung der Warm- und Kaltpunkte angestellt. Sie haben regelrecht Atlanten des gesamten menschlichen Körpers für Dichte und Verteilung der Sinnespunkte angelegt, aus denen hervorgeht, daß Kaltpunkte ungefähr zehnmal häufiger vorkommen als Warmpunkte (v. Skramlik 1937),

ein auch heute noch wichtiges Argument für die Existenz zweier verschiedener Systeme.

2.2. Elektrophysiologie

Wichtige Beiträge zur Klärung der "Spezifität" der Temperaturrezeptoren lieferte vor allem ab 1950 die Elektrophysiologie.

2.2.1. Thermorezeptoren der Haut

Bisher wurden in der Haut von Tier und Mensch zahlreiche Rezeptoren nachgewiesen, die auf Temperaturreize reagieren; dabei lassen sich die eigentlichen Thermorezeptoren von den polymodalen Rezeptoren abgrenzen, das heißt von solchen Rezeptoren, die außer auf Temperaturreize auch auf verschiedene mechanische Reize ansprechen.

Eigentliche Thermorezeptoren

Zur Definition der eigentlichen Temperaturrezeptoren schlagen Hensel et al. (1960) folgende Kriterien vor:

- 1) Spontanaktivität der Rezeptoren, in ihrer Frequenz abhängig von der jeweiligen Temperatur der Umgebung.
- 2) Eine überschießende Frequenzzunahme bei schneller Erwärmung (Warmrezeptoren) oder Abkühlung (Kaltrezeptoren). Änderung der Temperatur in umgekehrter Richtung führt zu einer vorübergehenden Hemmung.
- 3) Mechanische Reize haben keinen Einfluß auf die Aktivität.

Diese Definition bezieht sich lediglich auf biophysikalische Parameter, über die Bedeutung der Rezeptoren für

die Empfindung ist damit noch nichts ausgesagt.

Spezifische Kaltrezeptoren mit markhaltigen Axonen sind von Zottermann (1936) entdeckt worden. Seither wurden markhaltige und marklose Kaltrezeptoren bei verschiedenen Säugetieren, Vögeln und Insekten beschrieben (Zusammenfassungen bei Hensel 1973a, 1974). Die wichtigsten Lokalisationen waren der Trigeminusbereich, die Extremitäten, bei den Insekten auch deren Antennen (Loftus 1966).

Warmrezeptoren wurden bisher erheblich weniger gefunden. Dodt und Zottermann (1952) beschrieben erstmals bei der Katze markhaltige Fasern in der chorda tympani, die in ihrem Verhalten Warmrezeptoren entsprechen könnten. Möglicherweise sind diese Rezeptoren aber Geschmacksneurone, die auch auf Temperaturänderungen reagieren (Nagaki et al. 1964). Spezifische Warmrezeptoren mit ausnahmslos marklosen Axonen sind dann wiederholt an Reptilien und Warmblütern bis hin zum Primaten nachgewiesen worden (Zusammenfassung bei Hensel 1973a, 1974). Nur Dubner et al. (1974) berichten als Besonderheit über markhaltige Warmrezeptoren im Trigeminusbereich des Affen. Am übrigen Körper fanden sie nur marklose Warmrezeptoren.

Polymodale Rezeptoren

Polymodale Rezeptoren werden außer durch Temperaturänderungen auch durch andere Reizformen erregt.

Zu ihnen zählen einmal die langsam adaptierenden, markhaltigen Mechanorezeptoren vom Typ SA I, die durch Druck- und Kältereize aktivierbar sind. Die Frequenz der Reaktionen auf Kältereize ist allerdings nicht so hoch wie bei Thermorezeptoren, auch die Schwelle zur Aktivierung liegt höher. Ihre Leitungsgeschwindigkeit liegt zwischen 40 und 80 m/sec. Rezeptoren dieser Gruppe wurden in zahlreichen Untersuchungen am Warmblüter nachgewiesen (Hensel und

Zottermann 1951, Boman 1958, Witt 1959, Iriuchijima and Zottermann 1960, Douglas et al. 1960, Iggo 1962, Werner and Mountcastle 1965, Brown and Iggo 1967, Burgess et al. 1968, Iggo 1969, Iggo and Muir 1969, Dubner et al. 1974).

Marklose polymodale Rezeptoren werden durch verschiedene Reize besonders hoher Intensität stimuliert, sie dienen wahrscheinlich der Nocizeption (Burgess and Perl 1973, Dubner et al. 1974). Iggo berichtet über solche nur auf Hitze und auch auf andere Reize reagierende Rezeptoren, die er bei der Katze (1959) und beim Primaten fand (1962). Weitere Angaben bei Iriuchijima and Zottermann (1960), Douglas et al. (1960), Bessou and Perl (1969), Stolwijk and Wexler (1971).

Es scheint allerdings auch markhaltige Nocizeptoren, z.B. für Hitzeempfindungen zu geben (Burgess and Perl 1973). Auch die Fasern, über die Martin and Manning (1972) berichten, scheinen in diese Gruppe zu gehören, da sie erst bei relativ hohen Temperaturen reagieren (Hensel 1974).

Es ist heute noch nicht sicher, welche Empfindungen diese Rezeptoren hervorrufen. Vieles spricht dafür, daß sie zwar biophysikalisch unspezifisch, sensorisch aber spezifisch sind (Hensel 1961, 1963, Johnson et al. 1973).

Rezeptoren beim Menschen

Bei Einzelfaserableitungen vom peripheren Nerven des Menschen ist bis heute nur ein Kaltrezeptor sicher nachgewiesen worden (Hensel und Boman 1960). Konietzny und Hensel (1975) berichten in einer vorläufigen Ergebnismitteilung von Rezeptoren, deren Eigenschaften den Warm-

rezeptoren bei Tieren entsprechen. Weiter wird von Neuronen berichtet, die überwiegend auf mechanische und zusätzlich auf Kaltreize mit einer Aktivitätssteigerung reagieren, sie sind wahrscheinlich der SA I Gruppe zuzuordnen (Hensel und Boman 1960, Knibestøl and Vallbø 1970). Auf thermische Reize reagierende Nocizeptoren beschrieben unter anderen Torebjörk and Hallin (1972), Torebjörk (1974).

2.2.2. Zentrale Leitungsbahnen der Thermosensibilität

Auf allen Ebenen des ZNS sind Neurone gefunden worden, die auf Temperaturreizung der Haut reagieren.

Neurone der Kaltbahn

Im Hinterhorn der Katze sind Neurone von Christensen and Perl (1970) beschrieben worden, die auf Abkühlung der Haut reagierten. Im Trigeminskern fanden Poulos (1971b), Fruhstorfer and Hensel (1973) und Schmidt und Fruhstorfer (1975) entsprechende Neurone. Neurone im Thalamus, die ebenfalls der Kaltbahn zuzuordnen sind, wurden von Landgren (1960), Poulos and Benjamin (1968) und Hellon and Misra (1973 b) gefunden. Diese Untersuchungen wurden an Katzen, Affen und Ratten durchgeführt. Im Gyrus postcentralis der Katze fand Landgren (1957a) Neurone, die spezifisch auf thermische Reizung der Zunge reagierten. Hellon et al. (1973) berichten über entsprechende Neurone im Cortex der Ratte, die auf Kaltreizung des Scrotums reagierten.

Neurone der Warmbahn

Neurone, die auf Erwärmung der Haut ansprechen, sind von Courtney et al. (1972) beim Affen, bei der Ratte von Hellon and Misra (1973a) beschrieben worden. Schmidt und

Fruhstorfer (1975) fanden solche Neurone auch im Trigeminskern. Aus dem Thalamus konnten Landgren (1960) und Hellon and Misra (1973b) ebenfalls ähnliche Neurone ableiten.

Über den Verlauf der Kalt- und Warmbahnen im Rückenmark ist dennoch insgesamt sehr wenig bekannt, man vermutet sie im Tractus spinothalamicus (Brown 1973).

Polymodale Neurone

Wall (1960) berichtet über Neurone im Spinalmark, die mehrere Afferenzen verschiedener Qualität auf sich vereinigen. Auch Landgren (1957b) hatte solche Zellen im Thalamus gefunden. Die sogenannten T + M Units, Neurone, die auf Kalt- und mechanische Reize reagieren, wurden von Poulos and Benjamin (1968) im Thalamus, von Poulos (1971b) im Trigeminskern beschrieben. Sie könnten den Mechanorezeptoren der Gruppe SA I entsprechen.

2.2.3. Thermorezeptoren im ZNS

Im Rückenmark und Zwischenhirn sind kalt- und warmsensitive Neurone gefunden worden, die auf unmittelbare Temperaturänderungen ihrer Umgebung reagieren (Zusammenfassungen bei Hensel 1973b, Simon 1974). Die Funktion dieser Rezeptoren ist aber noch nicht völlig geklärt, sie haben wahrscheinlich thermoregulatorische Funktion (Hensel 1974).

2.2.4. Zusammenfassung

- Es sind Rezeptoren gefunden worden, die im biophysikalischen Sinn spezifisch reagieren, also nur auf eine Reizmodalität mit einer Aktivitätszunahme reagieren. Viele Rezeptoren jedoch reagieren auf verschiedene Reizformen, sind

also biophysikalisch unspezifisch. In diesem Sinne ist die alte Theorie v. Freys, die von einem ganz starren, streng in verschiedene Systeme geteilten Empfindungsapparat ausging, nicht mehr aufrechtzuerhalten (Hensel 1961 und 1963).

Mit den bisher diskutierten Methoden läßt sich jedoch nichts über eine "sensorische Spezifität" (Hensel 1963) aussagen, etwa im Sinne Müllers, der annahm, daß bestimmte Nerven und Neurone immer die gleiche Empfindung erzeugen, gleichgültig mit welchem Reiz sie aktiviert wurden. Mit einer solchen sensorischen Spezifität aber ließe sich die Weber'sche Illusion erklären: Kalte Gegenstände aktivieren im Sinne einer Addition die kaltempfindlichen Mechanorezeptoren der Gruppe SA I stärker und erscheinen somit schwerer als warme Gegenstände (Hensel et al. 1960, Johnson et al. 1973, Libet 1973). Umgekehrt können durch Chemikalien Temperaturempfindungen erzeugt werden (z.B. Menthol - Kalt, Alkohol - Heiß, v. Skramlik 1937). Beide Phänomene sind ein mögliches Ergebnis einer biophysikalisch unspezifischen Reizung von Rezeptoren, die sensorisch spezifische Empfindungen auslösen.

2.3. Psychophysiologische Untersuchungen zur Temperaturempfindung

Die Aktivitätszunahme eines oder mehrerer Rezeptoren muß nicht unbedingt zu Empfindungen führen. So gibt es Temperaturrezeptoren, die lediglich der Temperaturregulation dienen (Cooper and Mc Kerslake 1953, Hensel 1973b). Zur Klärung also, ob und inwieweit die nachgewiesenen Rezeptoren sensorisch spezifisch sind, ob sie also überhaupt Empfindungen im Sinne von Warm oder Kalt hervorrufen, reichen elektrophysiologische Daten allein nicht aus. Sie müssen vielmehr ergänzt werden durch Untersuchun-

gen auf dem Gebiet der Psychophysiologie, sei es nun beim Tier oder beim Menschen.

Eine direkte Verbindung von Elektrophysiologie und Psychophysiologie beim Menschen versuchte Jones (1940). Er reizte mit Rechteckstromsprüngen Kalt- und Wärmepunkte. Er bestimmte dabei die Chronaxie und Rheobase der Sinnespunkte. Für Kalt- und Wärmepunkte ergaben sich dabei verschiedene Werte. Für die Reizung von Wärmepunkten ergab sich zusätzlich eine stärkere Streuung der Ergebnisse. Jones interpretierte diese Ergebnisse vorsichtig dahingehend, daß es wohl zwei verschiedene Leitungssysteme gebe und daß die Warmrezeptoren tiefer liegen müßten. Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang, daß die Versuchspersonen bei jeder elektrischen Reizung eines Sinnespunktes sicher zwischen Warm- und Kaltpunkten zu unterscheiden wußten.

Verschiedene Untersuchungen stellten bei Tieren Vergleiche an zwischen den bekannten elektrophysiologischen Daten und dem Verhalten auf Temperaturreize: An trainierten Katzen wurden solche Untersuchungen mehrerer Autoren beschrieben (Kenshalo (1968), Brearly & Kenshalo (1970), Kenshalo & Brearly (1970), Kenshalo et al. (1971), Darian-Smith and Dykes (1971) .

Darian-Smith et al. (1973) und Laursen (1972) berichten über solche Versuche am Affen. Beim Menschen schließlich wurden Daten zur Temperaturempfindung erhoben durch Johnson et al. (1973) und Torebjörk and Hallin (1972).

Es zeigte sich insgesamt, daß die Aktivitäten der A-Delta Fasern mit der Kaltempfindung auch quantitativ korrelieren, daß also diese Empfindung wesentlich von den Kaltrezeptoren bestimmt sein dürfte. Die Aktivität der Warmrezeptoren scheint dagegen zur Kaltempfindung nichts beizutragen (Perl 1971, Darian-Smith 1971, Johnson et al. 1973, Darian-Smith et al. 1973, Fruhstorfer et al. 1974).

* Libet (1973) referiert Untersuchungen am Menschen, bei denen durch Reizung von Neuronen im Cortex Kalt- beziehungsweise Warmempfindungen erzeugt werden konnten. Von einem

Neuron konnten jeweils nur Kalt- oder Warmempfindungen hervorgerufen werden. Diese Neurone scheinen ähnlich somatotopisch angeordnet zu sein, wie das für Mechanorezeptoren schon lange angenommen wird (Mountcastle 1957).

Psychologische Untersuchungen am Menschen von Stevens und Stevens (1960, 1963) zeigen, daß die Empfindung von Warm und Kalt zwei verschiedenen "power-functions" unterliegt, bei sich ändernder Temperatur die Intensität der jeweiligen Empfindung also verschieden stark zunimmt. Brearly and Kenshalo (1970) fanden ähnliches bei der Katze.

Eijkman and Vendrik (1968b) vermuten aus allgemeinen informationstheoretischen Überlegungen heraus, daß die Übermittlung von verschiedenen Sinnesmodalitäten, verschiedenen Informationsqualitäten also, durch dieselben Bahnen unwahrscheinlich ist.

3. Problemstellung

Die Arbeiten von Poulos et al. (1968-1970) verstärkten die Zweifel an der Existenz zweier verschiedener Systeme zur Übermittlung der Temperaturempfindung. Sie fanden bei der Katze im Trigeminuskern und im Thalamus lediglich Neurone, die auf Kaltreize mit einer Aktivitätszunahme, bei Warmreizen mit einer Hemmung ihrer Aktivität reagierten. Auch in anderen Untersuchungen wurde nach Warmreizen nur eine Hemmung der Aktivität gefunden, allerdings immer der Gesamtaktivität einer Mehrfaserableitung (Boman 1958, Kenshalo 1968, Kenshalo and Brearly 1970, Darian-Smith 1971, Kenshalo 1971, Kenshalo et al. 1971). Brearly and Kenshalo (1970) räumten zwar ein, daß mögliche Aktivitäten markloser Warmneurone in der Aktivität von Mehrfaserableitungen "untergehen" könnten;

solch geringe Potentiale sollten dann aber keine große Bedeutung für die Empfindungen haben, insbesondere angesichts der Größe der Impulse von Kaltneuronen.

Davon ausgehend wurde die mögliche Funktion der bisher nachgewiesenen Warmrezeptoren sehr vorsichtig bewertet (Perl 1971) und angenommen, daß die Temperaturempfindung durch die Zu- oder Abnahme der Aktivität eines Systems - nämlich der Kaltneurone - bestimmt werde (Poulos et al. 1968, 1970 a und b, Brearly and Kenshalo 1970).

Die Berichte von Perl (1971), Kenshalo et al. (1971), Darian-Smith (1971), Darian-Smith and Dykes (1973), Darian-Smith et al. (1973), Johnson et al. (1973) zeigten allerdings auch Widersprüche in diesen Vorstellungen auf. Es ließ sich nachweisen, daß die Hemmung der Kaltneuronenaktivität nur bei kleinen Temperatursprüngen die Reizgröße ausreichend genau codieren kann. Poulos selbst deutet an, daß für größere Warmreize die Informationen aus dem Kaltrezeptorsystem nicht ausreichend sein könnten (Poulos 1971a).

Angesichts der Tatsache, daß sich auch morphologisch die Existenz von spezifischen Thermorezeptoren zu erweisen scheint, ist es notwendig, weitere Untersuchungsergebnisse zum Nachweis zweier spezifischer Systeme zur Temperaturempfindung zu liefern. Andres (1971), Kenshalo et al. (1971), Andres and v. Düring (1973) und Hensel et al. (1974) berichten über Strukturen im elektronenmikroskopischen Bereich, die als Kaltrezeptoren gedeutet werden können. In jüngster Zeit (v. Düring 1974) scheint bei der *boa constrictor* auch ein Warmrezeptor identifiziert worden zu sein.

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, mittels Reaktionszeitmessung nachzuweisen, daß in der Tat die bei Tieren gefundenen verschiedenen Rezeptorstrukturen und Übermittlungssysteme beim Menschen auch für die Temperaturempfindung maßgeblich sind.

Reaktionszeitversuche auf Temperaturreize sind schon seit knapp 100 Jahren immer wieder durchgeführt worden (Alrutz 1897, Goldscheider 1888, Vintschgau und Steinbach 1887/88, Thunberg 1901, Bazett et al. (1930/32, Jenkins 1937, Lele & Sinclair 1955; weitere Literatur bei v. Skramlik 1937 und Sinclair 1967).

Bei all diesen Versuchen konnte ein durch das Aufsetzen der Stimulatoren (Thermoden) auf die Haut bedingter mechanischer Reiz nicht ausgeschlossen werden. Dennoch fand die überwiegende Mehrheit bereits Unterschiede der Reaktionszeiten, wobei die Reaktionen auf Kalt bei den meisten Untersuchern kürzer waren. Lediglich Lele und Sinclair (1955) erzielten genau umgekehrte Ergebnisse und folgerten, daß es keine meßbar signifikanten Reaktionszeitunterschiede geben könne (Sinclair 1967).

Neue Möglichkeiten boten sich mit der Entwicklung von Thermoden, die kontinuierlich auf der Hautoberfläche verbleiben und trotzdem schnelle - nahezu impulsförmige - Temperatursprünge erzeugen. Corson & Crannell (1971) erreichten das mit einem System von dünnen Röhren, die verschieden temperiert waren; diese Röhren wurden ständig über die Hautoberfläche hin- und herbewegt, so daß ein gleichbleibender mechanischer Reiz wirkte, und folglich die einzige Variable der Temperaturwechsel zwischen warmen und kalten Röhren war. Sie ermittelten deutliche Unterschiede in der Reaktionszeit auf Kalt- und Warmreize: Die Reaktionszeiten auf Warm waren wiederum länger, ihre Einzelwerte streuten stärker. Auch sie kamen im Zusammenhang mit den Berichten von Stevens and Stevens (1960) zu dem Schluß, daß es zwei verschiedene Systeme für Temperaturrezeption und Informationsübertragung zum ZNS geben müsse.

Mit zunehmender Leitungsstrecke muß auch die Leitungszeit länger werden. Bei schnell leitenden Fasern dürfte sich diese Verlängerung allerdings kaum in der Reaktionszeit

auswirken (Sinclair 1967), bei langsam leitenden Fasern (1 - 5 m/sec) jedoch müßte sie als Verlängerung der Reaktionszeit nachzuweisen sein.

Geht man nun von einem einheitlichen System der Leitung für beide Empfindungsqualitäten aus, darf sich bei zunehmender Leitungsstrecke die vor allem von Corson and Crannell erstmals überzeugend nachgewiesene Zeitdifferenz der Reaktionen zwischen Kalt- und Warmreizung nicht wesentlich verändern. Es kommt hierbei nicht darauf an, ob diese Differenz - wie bisher angenommen - durch die unterschiedliche Tiefenlage der Rezeptoren oder durch eine unterschiedlich schnelle zentrale Leitung oder Verarbeitung bestimmt wäre. Sie müßte in jedem Fall konstant bleiben. Werden die Informationen für die Temperaturempfindung jedoch in zwei voneinander unabhängigen Systemen unterschiedlicher Leitungsgeschwindigkeit übermittelt, muß die Differenz der Reaktionszeiten mit zunehmender Leitungsstrecke größer werden. Dies untersucht die vorliegende Arbeit.

II Methodik

Als Versuchspersonen hatten sich 15 Männer und 15 Frauen im Alter von 20 - 36 Jahren gegen Bezahlung zur Verfügung gestellt. Die Versuche wurden in einem Labor des Physiologischen Instituts zwischen 9 und 19 h durchgeführt. Dieses Labor war abgedunkelt und hatte eine Temperatur von 20 - 22°C. Es herrschte ein etwa gleichbleibender Geräuschpegel von ca 50 dB A, die Versuchsperson trug einen Schallschutz (OPTAC vario 2000). Dies war erwünscht, um allzu viele Störungen der Reaktionen durch Außenreize zu vermeiden. Zur Erzielung eines etwa gleichmäßigen Konzentrationsgrades und zur Vorbeugung gegen Ermüdung war durch eine Lichtquelle das Lesen ermöglicht und erwünscht.

Mit einer wasserdurchströmten Thermode, die mit minimalem Druck der Hautoberfläche anlag, wurden die Temperaturreize gegeben. Die Reizfläche hatte einen Durchmesser von 18 mm und betrug folglich 2.54 cm^2 . Diese Thermode ermöglichte schnelle Temperatursprünge durch das Vorbeileiten zweier verschieden temperierter Wasserströme direkt an der Reizfläche, wobei das Umschalten von einem zum andern unmittelbar in der Thermode erfolgte; so war der Zeitpunkt des Temperaturanstiegs exakt zu bestimmen, der Zeitbedarf war sehr gering (100 msec) (Fruhstorfer und Detering 1974). Die Steuerung der Ventile innerhalb der Thermode erfolgte durch die Änderung des Wasserdrucks selbst, hervorgerufen durch der Thermode nachgelagerte Magnetschalter. Die Wasserkreisläufe wurden von Colara Ultrathermostaten bei 30°C , 15°C und $45^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ konstant gehalten. Ausgehend von der Adaptationstemperatur 30°C wurden so Reizamplituden von etwa 12°C in beiden Richtungen möglich. Die Temperaturänderungsgeschwindigkeit betrug etwa $8^\circ\text{C} / 100 \text{ msec}$, so daß sich nahezu impulsförmige Reizsprünge ergaben (Abb. 1). Dabei entstanden keine wahrnehmbaren mechanischen Erschütterungen.

Bei jeder Versuchsperson wurden drei Hautstellen gereizt:

- 1) Gesichtshaut unmittelbar rechts neben dem Philtrum.
- 2) Daumenballen der rechten Hand etwa 1 cm distal vom Grundgelenk des os metacarpale I an der Grenze zwischen behaarter und unbehaarter Haut, in der Erwartung, dort die dünnste Hornschicht vorzufinden (Tab. biolog. 1925, Snyder 1975).
- 3) Rechter Fuß in Höhe des Grundgelenks des metacarpale I in der Umgebung der Endaufzweigung des N. saphenus mit der größten Dichte an Kalt- und insbesondere Warmpunkten (Rein 1925).

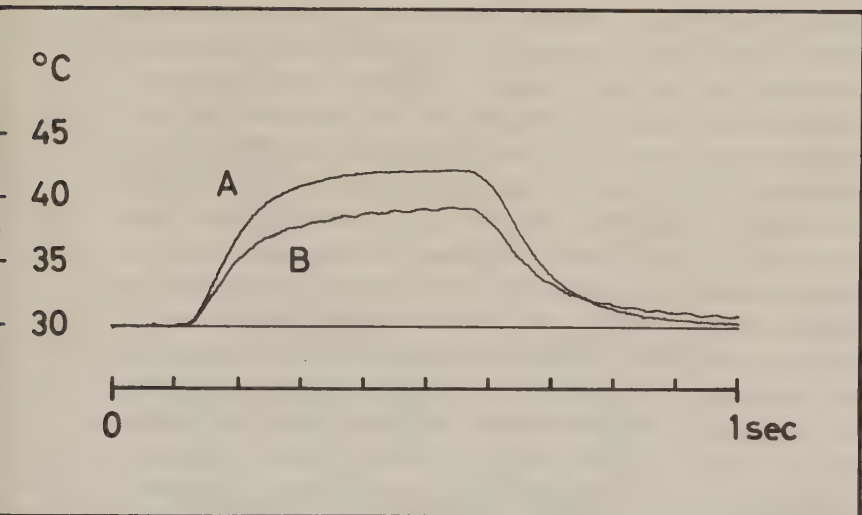


Abb. 1: Temperaturverlauf an der Reizfläche der Thermode mit (B) und ohne (A) "Belastung" durch die zu reizende Haut. Es wird deutlich, daß bei an die Haut angelegter Thermode der Temperaturverlauf nicht mehr ganz so steil ist. (Aus Fruhstorfer und Detering 1974)

An Oberlippe und Hand wurden jeweils 40 Reize einer Art im Abstand von 30 sec gegeben, jeder Reiz dauerte bis zur Reaktion der Versuchsperson an. Am Fuß wurden 20 Reize im Abstand von 1 min gegeben, damit bei der langen Reizdauer - bedingt durch die lange Reaktionszeit - ausreichend Zeit zur Adaptation an die Intervalltemperatur blieb.

Ein Versuch bestand aus 6 Abschnitten à 20 min, zwischen diesen Abschnitten wurde eine Pause von 5 - 10 min eingelegt. Insgesamt dauerte ein Versuch etwa 3 Stunden;

er wurde in zwei Sitzungen an verschiedenen Tagen durchgeführt.

Jedem Reiz ging im festen Abstand von 5 sec ein kurzer Warnton von 1000 Hz voraus, so daß die Versuchspersonen sich nur während der folgenden Sekunden bis zum Reiz konzentrieren mußten. Dadurch sollte die Streuung der Reaktionszeit möglichst gering gehalten werden (Näätänen 1971). Der Abstand von 5 sec hat sich deshalb als besonders günstig erwiesen, weil eine maximale Aufmerksamkeit über diese Zeitspanne hinweg gerade noch aufrechterhalten werden kann, der Reiz andererseits jedoch nicht zu schnell auf das Warnsignal folgt, was wiederum verstärkt Fehlreaktionen nach sich ziehen würde (Näätänen 1971, Sanders and Wertheim 1973). Um auf das Warnsignal konditionierte Fehlreaktionen zu kontrollieren, wurde in jeder Serie 5 x ein Warnton gegeben, ohne daß ein Reiz gefolgt wäre (catch trials). Diese fünf Kontrollsignale wurden vom Versuchsleiter willkürlich in die Serien eingestreut.

Der Versuch wurde von einem PDP-12 Rechner gesteuert: er gab den Warnton, schaltete die Thermode und registrierte die Reaktionen der Versuchsperson, die eine einfache Morsetaste betätigte. Die jeweils gemessene Reaktionszeit (RT) wurde über einen Fernschreiber direkt ausgedruckt (Abb. 2).

An fünf aufeinander folgenden Tagen wurden bei 4 Versuchspersonen außerdem die Reaktionszeiten bei Reizung an der Hand gemessen, um die Streubreite für eine einzelne Person zu ermitteln und andeutete Lern- und Adaptationseffekte festzustellen.

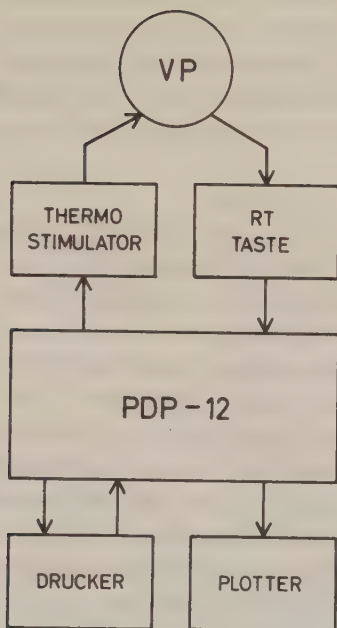


Abb. 2: Schaltschema der Reiz- und Registriereinrichtung

Auswertung

Die Zeit zwischen Umschaltimpuls für die Thermode und der Reaktion der Versuchspersonen wurde vom Rechner gemessen. Der darin enthaltene Zeitbedarf von 100 msec zwischen dem Umschalten der Thermode und tatsächlichem Temperaturanstieg (Abb. 1) wurde bei der Auswertung berücksichtigt.

Die durchschnittliche Reaktionszeit für jede Versuchsperson wurde im Medianwert ermittelt, um "verschlafene" Reaktionen, die weit außerhalb der normalen Streuung lagen, nicht zu stark ins Gewicht fallen zu lassen. Zur Kontrolle wurde die Häufigkeitsverteilung der RT berechnet und gezeichnet.

Um die Reaktionszeiten in Beziehung zur Länge der afferenten Leitungsbahn setzen zu können, wurde diese Entfernung näherungsweise durch Ausmessung bestimmt. Es wurde von einem Punkt vor dem rechten Tragus zu den gleichseitigen Reizorten von Oberlippe, Hand und Fuß gemessen. Dieser Punkt vor dem Tragus projiziert sich auf die Schädelbasis; von hieraus ist nach erfolgter Umschaltung der Lippenrezeptoren auf das zweite Neuron die afferente Leitungsbahn von Oberlippe, Hand und Fuß her gleich lang und konnte daher vernachlässigt werden. Aus der Differenz der Leitungsstrecken, die im Mittel 0.8 m betrug, und den entsprechenden Reaktionszeitdifferenzen wurden die Leitungsgeschwindigkeiten der Fasern abgeschätzt, die für die jeweilige Temperaturempfindung verantwortlich sind. Durch Bildung der Differenz wurden sämtliche konstanten Anteile der Reaktionszeit eliminiert:

- a) der Zeitbedarf für die Rezeptoren
- b) die zentrale Verarbeitungszeit zumindest in ihrem Durchschnittswert
- c) der Zeitbedarf für die motorische Reaktion.

Die verbleibende Differenz der Leitungszeiten ermöglicht in Beziehung mit den Leitungsstreckendifferenzen die Berechnung der Leitungsgeschwindigkeiten. Die Leitungsstrecke im Rückenmark, eine weitere mögliche Störgröße, ist durch die Auswahl von Oberlippe und Hand als Vergleichspunkte relativ gering gehalten worden. Die Ergebnisse der Versuche zur Ermittlung der intraindividuellen Streubreite sind in einem Diagramm in Ab-

hängigkeit der Anzahl der Versuche dargestellt. Alle Werte wurden in zweiseitiger Fragestellung auf dem 1%-Niveau mit dem Wilcoxon Signed Rank Test für korrelierte Paare auf Signifikanz geprüft (Wilcoxon and Wilcox, 1964).

V Ergebnisse

Die Ergebnisse beruhen auf insgesamt 6 000 Reaktionszeitmessungen an 30 Versuchspersonen, für jede Temperatur 1 200 Messungen an Oberlippe und Hand und 600 am Fuß. Alle Versuchspersonen berichteten, daß sie Kalt deutlicher, schlagartiger verspürten, während Warm langsamer zur vollen Intensität ansteige. Bei Reizung am Fuß hatten viele Schwierigkeiten, die Warmreize wahrzunehmen. Fehlreaktionen traten jedoch in keinem Fall auf. Lediglich in der Kontrollserie gab es in den catch trials vereinzelt Reaktionen.

Die Medianwerte der Reaktionszeiten der einzelnen Versuchspersonen sind in Tabelle 1 aufgeführt. Aus diesen Einzelwerten wurden die in Tabelle 2 angegebenen Mittelwerte berechnet.

Tabelle 2: Mittelwerte und Standardabweichung der individuellen RT auf Kalt- und Warmreize an Oberlippe, Hand und Fuß. n = 30.

	Kalt	Warm
Oberlippe	281 $\pm$ 98 msec	443 $\pm$ 161 msec
Hand	521 $\pm$ 189 msec	963 $\pm$ 325 msec
Fuß	565 $\pm$ 146 msec	3261 $\pm$ 1429 msec

Aus diesen Werten lassen sich folgende Schlußfolgerungen ableiten:

- 1) Reaktionszeiten auf Warmreize sind signifikant länger als die auf Kaltreize. Das gilt für alle Reizorte.
- 2) Die Reaktionszeit steigt in Abhängigkeit von der Länge der afferenten Leitungsbahn signifikant an (Abb. 3, 4). Dabei ist die interindividuelle Streuung für die Reaktionszeiten auf Warmreize erheblich größer als für die auf Kaltreize. Intraindividuell zeigt sich das gleiche Bild (Abb. 5).

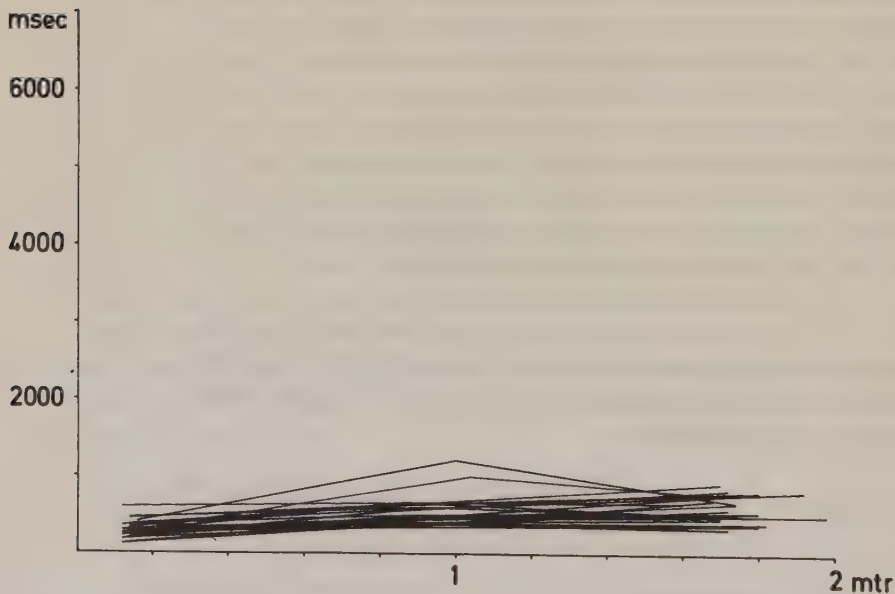


Abb. 3: Medianwerte der Reaktionszeiten aller Versuchspersonen auf Kaltreize in Abhängigkeit von der Länge der afferenten Leitungsbahn.

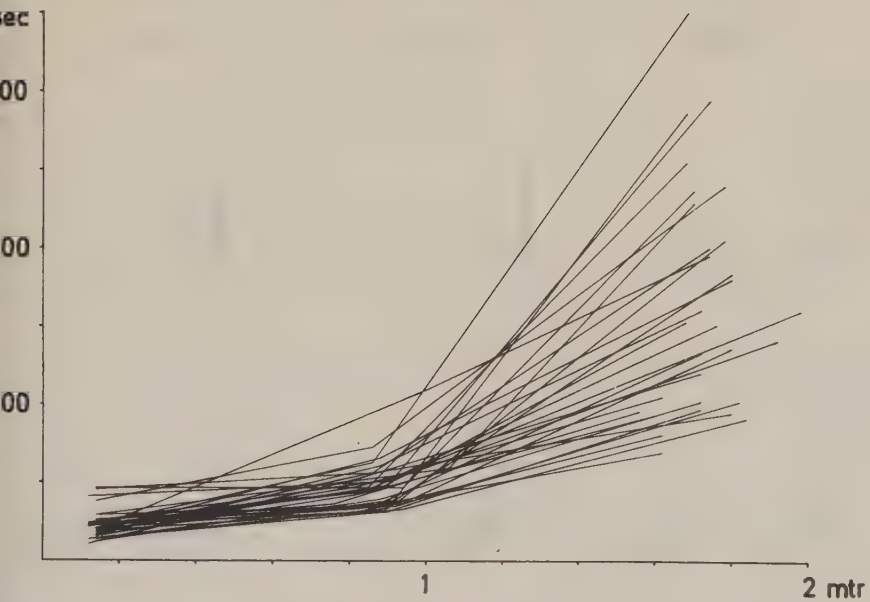


Abb. 4: Medianwerte der Reaktionszeiten aller Versuchspersonen auf Warmreize in Abhängigkeit von der Länge der afferenten Leitungsbahn.

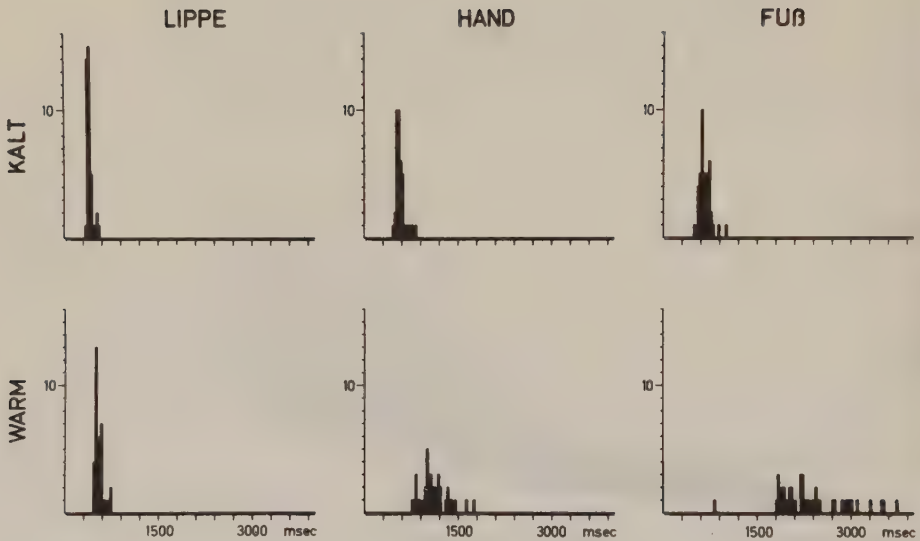


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der einzelnen Reaktionszeiten einer Versuchsperson für Kalt- und Warmreize an Oberlippe, Hand und Fuß.

- 3) Die Differenz zwischen den beiden Reaktionszeiten nimmt mit Zunehmen der Leitungsstrecke ebenfalls signifikant zu (Abb. 6).
- 4) Es ergeben sich keine signifikanten Unterschiede bezüglich des Geschlechts der Versuchspersonen.

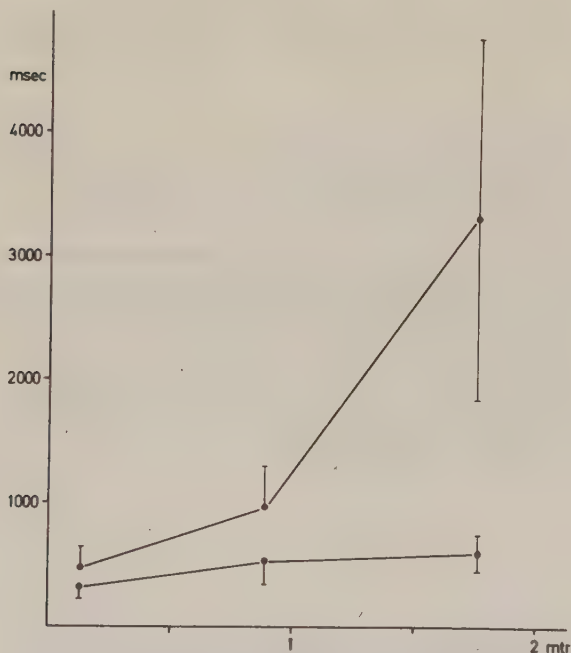


Abb. 6: Mittelwerte der Reaktionszeiten aller Versuchspersonen für Kalt- (obere Kurve) und Warmreize (untere Kurve) in Abhängigkeit von der Länge der afferenten Leitungsbahn.

Berechnet man die individuellen Leitungsgeschwindigkeiten, ergeben sich entsprechend den Reaktionszeiten große Streuungen in den erhaltenen Werten; bei Berechnung des Mittelwertes jedoch zeigt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Leitungsgeschwindigkeiten der Fasern, die Kaltreize übermitteln und dem entsprechenden System für Warmreize. Die mittlere Leitungsgeschwindigkeit errechnet sich für die afferente Kaltbahn mit 4.5 ± 2.4 m/sec, für die Warmbahn mit 2.1 ± 1.3 m/sec.

Die Versuche zur Feststellung der Konstanz der erreichten Reaktionszeiten für einzelne Versuchspersonen ergeben kein einheitliches Bild (Abb. 7) Zwei Versuchspersonen reagierten mit relativ konstanten Werten, zwei erreichten Zeiten in einem größeren Streubereich. Es ließ sich kein Trend in eine bestimmte Richtung zeigen. Wichtig scheint jedoch, wie schon erwähnt, daß es häufiger Fehlreaktionen gab, daß die Warmreize im Verlauf der Versuche immer schlechter erkannt wurden.

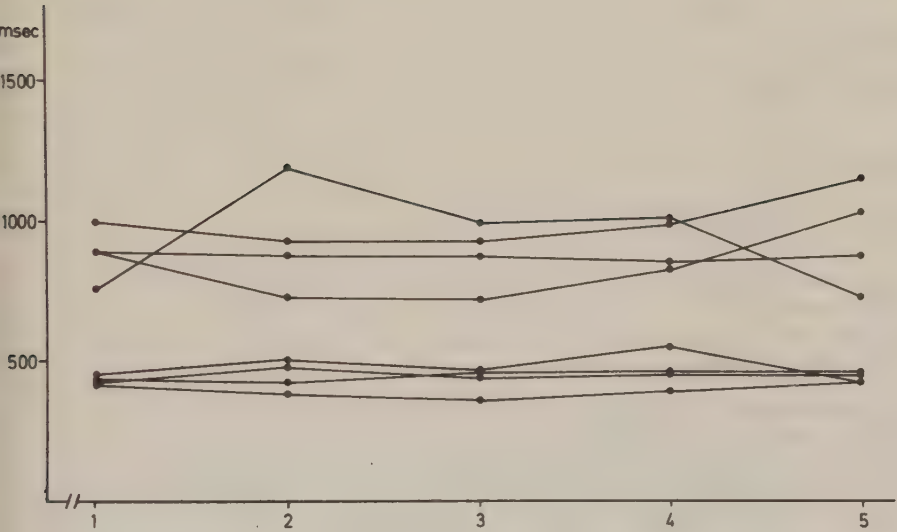


Abb. 7: Medianwerte der Reaktionszeiten von 4 Versuchspersonen an 5 verschiedenen Tagen. Obere Kurvenschar -RT auf Warmreize, untere Kurvenschar -RT auf Kaltreize.

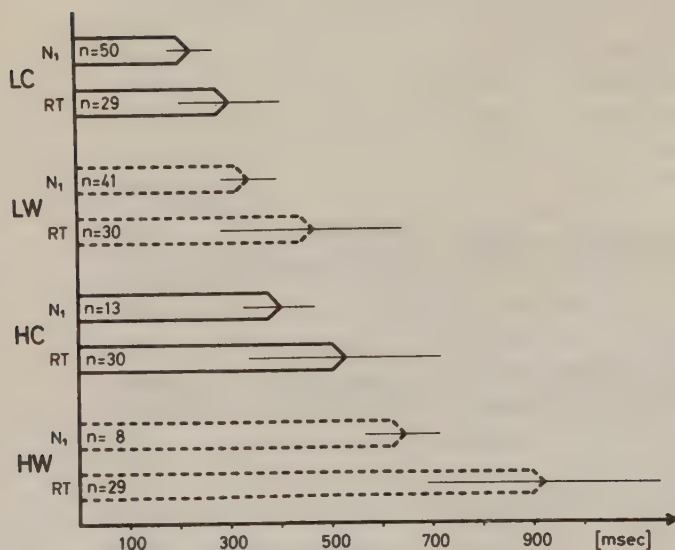


Abb. 8: Mittelwerte der Reaktionszeiten (RT) bei Kalt-(C) und Warmreizung (W) von Lippe (L) und Hand (H).

Darunter die jeweils entsprechenden Mittelwerte der Latenzzeiten von thermisch evokierten Potentialen (N₁), die von Peter (1975) mit gleichen Reizparametern und am gleichen Reizort gemessen wurden (aus Peter 1975).

Tabelle 1: Medianwerte der Reaktionszeiten (msec) der einzelnen Versuchspersonen bei Warm- (W) und Kaltreizung (K) an Oberlippe, Hand und Fuß. Zusätzlich sind die aus den Werten von Oberlippe und Hand berechneten Leitungsgeschwindigkeiten (LG in m/sec) aufgeführt.

Vp.Nr.	m/w	Oberlippe		Hand		Fuß		Leitg.geschw.	
		K	W	K	W	K	W	K	W
1	w	232	468	412	672	348	1400	3.89	3.43
2	m	288	576	380	704	404	2064	8.7	6.25
3	w	120	272	384	632	584	1956	2.95	2.16
4	m	-	244	392	792	328	2064	-	1.36
5	w	188	280	364	668	696	5780	4.38	1.98
6	w	240	308	380	848	404	1884	4.93	1.28
7	m	200	268	500	780	544	3716	2.63	1.54
8	m	412	440	1212	2204	656	3940	1.08	0.49
9	w	240	360	440	964	408	2852	3.45	1.14
10	m	248	340	444	1108	804	1912	3.57	0.91
11	w	128	320	452	1224	492	3244	2.35	0.84
12	w	300	460	400	696	456	2688	7.4	3.14
13	m	272	368	340	1316	380	3636	10.88	0.78
14	m	268	576	1004	1192	800	4620	1.25	1.49
15	w	264	432	660	1260	512	7060	1.92	0.92
16	m	456	456	596	728	496	4140	5.57	2.87
17	w	332	412	656	932	660	3092	2.31	1.44
18	w	184	212	548	1052	832	2432	2.23	0.96
19	w	304	483	432	900	656	5142	5.55	1.7
20	m	368	503	502	1040	503	3230	5.67	1.42
21	m	357	817	585	1020	809	2846	3.38	3.79
22	m	454	910	627	1130	802	4044	3.32	4.22
23	m	371	760	725	1460	491	4844	2.09	1.06
24	m	257	370	443	970	545	5943	4.09	1.27
25	w	287	414	438	950	523	2120	4.57	1.29
26	m	299	371	440	660	666	1840	5.74	2.8
27	w	316	437	454	733	543	1930	4.49	2.09
28	w	345	454	441	616	488	1630	7.45	4.41
29	w	370	453	542	893	644	3048	4.19	1.64
30	m	343	518	428	742	491	2747	9.65	3.66

V Diskussion

In der vorliegenden Untersuchung ist gezeigt worden, daß Reaktionszeiten auf reine Kaltreize deutlich kürzer als auf Warmreize sind. Weiter ist die Streuung bei den Reaktionen auf Kaltreize intraindividuell geringer. Das stimmt mit den subjektiven Angaben der Versuchspersonen gut überein, daß die Kaltempfindung plötzlich einsetze, während die Warmempfindung erst allmählich zur vollen Intensität ansteige, eine Beobachtung, die auch schon von Jenkins (1938) beschrieben wurde.

Besonders wichtig ist, daß sich signifikante Verlängerungen der Reaktionszeit mit zunehmender Länge der Leitungsstrecke nachweisen lassen. Dies wurde vor allem von Sinclair (1967) in Frage gestellt. Daß die Reaktionszeiten auf Kalt- und Warmreize unterschiedlich sind, wird nun schon seit den Untersuchungen von Alrutz und Goldscheider (1888), Bazett et al. (1930/32) angenommen und von Corson & Crannell (1970) bewiesen. Auch unsere Befunde stehen damit im Einklang. Bisher wurden jedoch diese Zeitunterschiede allein auf die unterschiedliche Tiefenlage der Rezeptoren zurückgeführt (Bazett et al.) oder mit unterschiedlichen Empfindungsqualitäten erklärt (Jenkins 1938). Dann jedoch müßte die Reaktionszeitdifferenz gleich bleiben, bzw. sich nur unwesentlich ändern.

Es wird aber deutlich, daß mit zunehmender Entfernung die Differenz zwischen den Reaktionszeiten auf Kalt- und Warmreize zunimmt. Zur Erklärung der zunehmenden Differenz läßt sich nur die Annahme zweier Leitungssysteme mit verschiedener Leitungsgeschwindigkeit heranziehen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen errechnet sich die Leitungsgeschwindigkeit für die Kaltempfindung mit

4.5 m/sec und für die Warmempfindung mit 2.1 m/sec, sie sind signifikant unterschiedlich.

Dieses Ergebnis befindet sich in guter Übereinstimmung mit den elektrophysiologischen Untersuchungen von Hensel and Iggo (1971) am Primaten. Sie fanden dort $1/3$ A-Delta Fasern und $2/3$ C-Fasern, die auf Kaltreize mit Aktivitätszunahme reagierten, während Warmreaktionen ausschließlich bei unmyelinisierten Fasern gefunden wurden. Die Leitungsgeschwindigkeiten lagen für die A-Delta Fasern bei 6.3 m/sec. für die unmyelinisierten Warmfasern bei 0.7 m/sec. Auch Dubner et al. (1974) ermittelten in ihren Arbeiten Leitungsgeschwindigkeiten für Kaltneurone von 8.7 m/sec, für Warmneurone 3.3 m/sec.

Peter (1975) berechnete Leitungsgeschwindigkeiten für Warm- und Kaltübermittlung aus der Latenz thermisch ausgelöster evozierter Potentiale beim Menschen. Auch sie entsprachen mit 4.3 m/sec für corticale Reaktionen auf Kaltreize und 2.3 m/sec für Warmreize den hier gefundenen Daten (Abb. 8).

Im folgenden sollen Faktoren diskutiert werden, die die Interpretation der Ergebnisse beeinflussen könnten.

Anstieg der Reaktionszeit mit zunehmender Leitungsstrecke

(Sinclair (1967) bestreitet, daß die mit Verlängerung des afferenten Schenkels theoretisch zu erwartende Leitungszeitzunahme sich auf die gesamte Reaktionszeit meßbar auswirken könne. Faktoren der zentralen Verarbeitung spielten demgegenüber eine so große Rolle, daß alle Ergebnisse von Reaktionszeitveränderungen als Zufall zu werten seien.

Dagegen ist zu sagen, daß rein rechnerisch Leitungsgeschwindigkeiten von unter 5 m/sec bei der hier ermittel-

ten Leitungsdifferenz von 0.8 m schon mit etwa 200 msec in die Reaktionszeit eingehen; bei den von uns gemessenen Reaktionszeiten ist dies ein erheblicher Anteil. Zumindest für langsam leitende Fasern dürfte dieser Einwand daher nicht stichhaltig sein.

Jedoch auch für schneller leitende Fasern ist Sinclairs These nicht unbestritten: Eijkman and Vendrik (1968a) errechneten auf ähnliche Weise aus Reaktionszeitdifferenzen Leitungsgeschwindigkeiten für das afferente System bei mechanischer Reizung. Aus 1200 Reaktionszeitmessungen konnten sie bei Fasern mit Leitungsgeschwindigkeiten von etwa 15 - 35 m/sec eine Berechnungsgenauigkeit von $\pm 10\%$ erreichen.

Eine unterschiedliche Temperaturempfindlichkeit der einzelnen gereizten Hautareale könnte den Anstieg der Reaktionszeiten natürlich vortäuschen. Zur Temperaturempfindlichkeit der hier gewählten Reizorte ist allerdings nicht sehr viel bekannt. Maréchaux und Schäfer (1949) fanden keine großen Unterschiede in den Empfindungsschwellen für Warmreize. Auch Gilsbach (1949) ermittelte bei Hand und Fuß für großflächige Reize (ganze Hand - ganzer Fuß) keine deutlichen Unterschiede in der Warmempfindungsschwelle.

Die Empfindlichkeit und damit die Reaktionszeit hängt allerdings umgekehrt von der Reizgröße ab (Lele and Sinclair 1955). Daher ist sie bestimmt durch Reizfläche und Intensität des Reizes.

Unsere Reizfläche lag mit 2.6 cm^2 in einem Bereich, der zumindest für Oberlippe und Vorderarm keinen Einfluß mehr auf die Temperaturschwelle hat (Hensel 1952, Kenshalo 1970). Auch die Intensität des Reizes war mit 12°C und einer Anstiegsgeschwindigkeit von $8^\circ\text{C}/100 \text{ msec}$ mit größter Wahrscheinlichkeit in einem Bereich, der sich nicht mehr auf die Reaktionszeit

auswirkt (Eijkman and Vendrik 1968a). Lediglich der besonders starke Reaktionszeitanstieg für Warmreize am Fuß ließe sich mit einer zu geringen Reizfläche erklären. Nach Rein (1925) und Sommer (1900) ist die Dichte der Warmpunkte hier deutlich geringer als an allen anderen gereizten Hautstellen. Daraus läßt sich schließen, daß hier weniger Rezeptoren vorhanden sind. Es könnte daher eine erheblich größere zeitliche Summation zum Ausgleich der sonst üblichen räumlichen Summation der Einzelerregungen notwendig werden, um die zentrale Schwelle zu überwinden. Daher sind unsere Berechnungen der Leitungsgeschwindigkeiten auch von der Differenz zwischen Lippe und Hand ausgegangen.

Auch eine unterschiedliche Dicke der Haut könnte zur Erklärung des Reaktionszeitanstiegs angeführt werden. Da die Kaltrezeptoren jedoch unmittelbar unter der Epidermis vermutet werden (Hensel et al. 1974), kann nur die Dicke der Epidermis maßgeblich sein. Diese Dicke schwankt für die meisten Hautareale, darunter auch die, die wir gewählt haben, nur sehr wenig (Snyder 1975). Sie beträgt zwischen 0.05 und 0.08 mm. Geht man von einer Temperatúrausbreitungsgeschwindigkeit in der Haut von 0.1 mm/sec aus (Hensel 1950, Bazett et al. 1932), dürfte diese unterschiedliche Dicke nur mit etwa 30 msec in die Reaktionszeit eingehen. Auch dann sind die vorliegenden Ergebnisse noch signifikant unterschiedlich.

Unklarheiten müssen bestehen bleiben bei der Frage, welchen Einfluß die Leitungsstrecke im Rückenmark auf die Leitungsgeschwindigkeit und damit auf die Reaktionszeit hat. Für Oberlippe und Hand dürfte der Unterschied zwischen diesen Leitungsstrecken zu gering sein, um die deutlichen Reaktionszeitdifferenzen zu erklären. Für die Reizübermittlung vom Fuß her allerdings ist ein Einfluß nicht auszuschließen.

Allerdings ist bislang unklar, ob die Leitung im Rückenmark verlangsamt oder beschleunigt wird. Zu klären wäre diese Frage mit Reaktionszeitmessungen von Reizorten mit gleichlanger peripherer und unterschiedlicher zentraler Leitungsstrecke.

Reaktionszeitdifferenz

Die längere Reaktionszeit der Versuchspersonen auf Warmreize ließe sich - wie schon erwähnt - auch allein durch die bisher schon angenommene tiefere Lage der Rezeptoren (Bazett et al. 1932, Hensel et al. 1951) oder auch unterschiedliche zentrale Verschaltung erklären. Dann allerdings dürfte die Differenz zwischen Kalt- und Warmreaktionszeiten bei zunehmender Leitungsstrecke nicht zunehmen. Diese Zunahme ist aber bei den vorliegenden Ergebnissen statistisch hochsignifikant. Sie läßt sich nur erklären mit verschiedenen Leitungsgeschwindigkeiten für die Kalt- und Warmübermittlung.

Die schnellere Übermittlung für Kaltreize könnte allerdings auch mit der Aktivität der schneller leitenden Mechanorezeptoren der Gruppe SA I zusammenhängen (Järvilehto 1973), die ebenfalls auf Kaltreize mit einer Aktivitätszunahme reagieren.

Aus verschiedenen Gründen aber kommen sie dafür nicht in Frage:

- 1) Ihre dynamische Aktivität auf Kaltreize ist erheblich geringer als die auf mechanische Reize (Burgess et al. 1968, Duclaux & Kenshalo 1972, s.a. Hensel u. Boman 1960, Iggo u. Muir 1969). Dabei ist die Frage aufzuwerfen, wie angesichts ähnlicher Impulsmuster für mechanische und Temperaturreize die verschiedenen Reizmodalitäten im ZNS unterschieden werden sollen (Burgess et al. 1968).

- 2) Das statische Frequenzmaximum dieser Rezeptoren liegt in einem Temperaturbereich zwischen 38°C und 40°C (Duclaux and Kenshalo 1972).
Bei Kaltreizen, die von Temperaturen in diesem Bereich ausgehen, ist jedoch die Unterschiedsschwelle für eine Kaltempfindung bereits stark angestiegen (Ebaugh u. Thauer 1950, Kenshalo 1970, Kenshalo et al. 1971). Es zeigt sich also ein Widerspruch zwischen der hohen Aktivität dieser Rezeptoren und einer gleichzeitig angestiegenen Unterschiedsschwelle.
- 3) Die Rezeptoren der Gruppe SA I reagieren auf Temperaturreize nur, wenn gleichzeitig ein konstanter Druck wirkt. Wenn diese Rezeptoren an der Temperaturrezeption beteiligt sind, sollten daher die Empfindungsschwellen für geleitete und Strahlungskältereize unterschiedlich sein. Hardy and Oppel (1937) jedoch konnten keine solchen unterschiedlichen Schwellen ermitteln.
- 4) Angesichts der sehr hohen Leitungsgeschwindigkeiten dieser Rezeptoren (Hensel and Zottermann 1951, Brown and Iggo 1967) müßten die Reaktionszeiten auf Kaltreize erheblich kürzer sein als die hier gefundenen.
- 5) Untersuchungen zur selektiven Nervenblockade am Menschen (Fruhstorfer et al. 1974) zeigten, daß nach Blockade der A-Delta-Fasern Kaltempfindungen weder durch thermische noch durch mechanische Reize auslösbar waren.

Insgesamt läßt sich daher weiterhin die Annahme von Witt und Hensel (1959) und Libet (1973) aufrecht erhalten, daß diese Rezeptoren sensorisch spezifisch

sind, daß sie also auch bei Aktivierung durch Kaltreize ein Druckgefühl vermitteln (Weber'sche Illusion).

Streuung der Reaktionszeiten

Die erheblich größere inter- und intraindividuelle Streuung der Warmreaktionszeiten ist insbesondere am Fuß sehr auffällig (s. Abb. 4 und 5). Diese Streuung könnte im wesentlichen bestimmt sein durch die bei langsamer Leitung stärker insGewicht fallende zeitliche Dispersion der afferenten Signale. Dadurch wird eine größere zeitliche Summation zur Überwindung der zentralen Schwelle notwendig. Schon Eichler (1930) stellte fest, daß Reaktionszeiten auf Schmerzreize (bekanntlich geleitet in C-Fasern) eine stärkere Streuung aufweisen als auf mechanische Berührungsreize. Die Feststellung von Fruhstorfer et al. (1974) daß bei selektiven Nervenblockaden die Reaktionszeiten für Warmreize als Ausdruck der Verminderung der funktionsfähigen Neurone vor dem Ausfall dieser Modalität stark ansteigen, weist ebenfalls auf die nötige zeitliche Summation hin. Sie drückt sich zusätzlich in den subjektiven Erfahrungen der Versuchspersonen wie auch den Beobachtungen von Jenkins (1938) aus, daß bei den Warmreizen der Beginn des Temperaturanstiegs nur schwer bestimmbar war. Einen Einfluß auf diese zeitliche Summation könnte auch die angenommene unterschiedliche Tiefenlage der Kalt- und Warmrezeptoren haben; sie würde auf die zeitliche Dispersion noch verstärkend wirken.

Schlußfolgerungen

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen klar, daß beim Menschen die Informationen für Kalt- und Warmempfindung in zwei Systemen von den Rezeptoren zu den zentralen Verarbeitungsstrukturen geleitet werden. Beide

Systeme haben unterschiedliche Leitungsgeschwindigkeiten, wobei die für die Warmübermittlung langsamer ist. Die vorliegenden Ergebnisse stimmen gut mit den neurophysiologischen Ergebnissen über die Temperaturrezeptoren beim Tier überein. Es ist daher wahrscheinlich, wenn auch nicht mit letzter Sicherheit bewiesen, daß für die Kaltempfindung die schnellleitenden Kaltrezeptoren, für die Warmempfindung die langsamleitenden Warmrezeptoren der Haut verantwortlich sind.

VI Zusammenfassung

Bei insgesamt 30 Versuchspersonen wurden Reaktionszeiten auf thermische Reize gemessen. An Oberlippe, Hand und Fuß wurden jeweils 40 Kalt- und Warmreize mit einer schnellen wasserdurchströmten Thermode gegeben. Untersucht wurde die Abhängigkeit der Reaktionszeiten von der Entfernung zum Zentralnervensystem. Aus den Differenzen der Reaktionszeiten und der Leitungstrecken wurden die Leitungsgeschwindigkeiten für Kalt- und Warmübermittlung berechnet. Dem lag die Frage zugrunde, ob die Temperaturempfindung beim Menschen durch ein oder zwei Systeme übermittelt werde.

Es ließen sich folgende Ergebnisse zeigen: Reaktionszeiten auf Kaltreize waren kürzer als die auf Warmreize. Die Reaktionszeiten waren bei Reizung an der Hand länger als bei der Oberlippe, am längsten waren sie bei Reizung am Fuß. Die Differenz der Reaktionszeiten nahm von Oberlippe über Hand zum Fuß hin zu. Die Leitungsgeschwindigkeiten errechneten sich für die Kaltübermittlung mit 4.5 m/sec und für Warm mit 2.1 m/sec.

In Übereinstimmung mit den neurophysiologischen Erkenntnissen über die Temperaturrezeptoren beim Tier legen die Ergebnisse die Annahme nahe, daß Kalt- und Warmempfindung über zwei verschiedene Systeme unterschiedlicher Leitungsgeschwindigkeit übermittelt werden.

VII Literaturverzeichnis

- Adrian, E.D.; 1926. The impulses produced by sensory nerve endings. Part I.J. of Physiol. 61, 49
- Alrutz, S.; 1897. Studien auf dem Gebiet der Temperatursinne Skand. Arch. Physiol., 2, 321-340
- Andres, K.H.; 1971. Structure of cutaneous receptors. Proc. intern. Union of Physiol. sci. vol. VIII 136-137
- Andres, K.H.,
Düring, M.v.; 1973. Morphology of cutaneous receptors in: A. Iggo (ed.) Handbook of Sensory Physiology Vol. II Somatosensory system 3- 28 Bonn-Heidelberg-New York
- Bazett, H.C.,
McGlone, B.; 1930. Experiments on the mechanism of stimulation of end-organs for cold. Amer.J.Physiol., 93, 632
- Bazett, H.C.,
McGlone, B.,
Williams, R.G.,
Lufkin, H.Y.; 1932. Sensation I. Depth, distribution and probable identification of sensory end organs concerned in sensations of temperature and touch. Arch.Neurol.Psychiatr. Chicago, 27, 489-517
- Bessou, P.,
Perl, E.R.; 1969, Response of cutaneous sensory units with unmyelinated fibres to noxious stimuli, J. Neurophysiol., 32, 1025-1043
- Boman, K.K.A.; 1958. Elektrophysiologische Untersuchungen über die Thermorezeptoren der Gesichtshaut. Acta physiol. scand., 44, Suppl. 149
- Blix, M.; 1884. Experimentelle Beiträge zur Lösung der Frage über die spezifische Energie der Hautnerven. Z.Biol.20, 141-156

- Brearly, E.A.,
Kenshalo, D.R.;
1970. Behavioural measurements of the sensitivity of cats upper lip to warm and cold stimuli.
J.comp.Physiol.Psychol. 70, 1-4
- Brown, A.G.;
1973. Ascending and long spinal pathways: Dorsal columns spinothalamic tract and spinothalamic tract, in: A. Iggo (ed.) Handbook of Sensory Physiology, Vol. II. Somatosensory System 315-338, Bonn-Heidelberg-New York
- Brown, A.G.,
Iggo, A.;
1967. A quantitative study of cutaneous receptors and afferent fibers in cat and rabbit.
J.Physiol. (Lond.), 193, 707-733
- Burgess, P.R.,
Perl, E.R.;
1973. Cutaneous mechanoreceptors and nociceptors in: A. Iggo (ed.) Handbook of Sensory Physiology Vol. II., Somatosensory System, 30-78, Bonn-Heidelberg-New York
- Burgess, P.R.,
Petit, D.,
Warren, R.M.;
1968. Receptor types in cat hairy skin supplied by myelinated fibers.
J.Neurophysiol., 31, 833-848
- Christensen, B.N.,
Perl, E.R.;
1970. Spinal neurons specifically excited by noxious or thermal stimuli in marginal zone of the dorsal horn.
J. Neurophysiol., 33, 293-307
- Cooper, K.E.,
McKerslake, D.;
1953. Abolition of nervous reflex vasodilatation by sympathectomy of the heated area.
J.Physiol. (Lond.), 119, 18-29
- Corson, J.H.,
Crannell, C.W.;
1970. Simple reaction time to cutaneous temperature stimuli.
Canad.J.Physiol., 24, 305-310
- Courtney, K.,
Bregelmann, U.,
Sundsten, J.W.;
1972. Evidence for spinal cord unit activity responsive to peripheral warming in the primate.
Brain Res. 43, 657-661

- Darian-Smith, I.; 1971. Information coding in the neural input from the skin. Proc. intern. Union of Physiol. sci. Vol. VIII 140-141
- Darian-Smith, I., 1971. Peripheral neural mechanisms of thermal sensation, in: R. Dubner, Dykes, R.W.; Y. Kawamura (eds.) Oral-Facial Sensory and Motor Mechanisms 23-45, New York
- Darian-Schmith, I., 1973. Cold fiber population innervating palmar and digital skin of the monkey: response to cooling pulses. Johnson, K.O., Dykes, R.; J. Neurophysiol., 36, 325-346
- Dawson, G.D.; 1963. The thermal excitation of afferent neurones in the mammalian cornea and iris. in: E.M. Herzfeld (ed.), Temperature Vol. III Biology and Medicine, Section ed. I.D. Hardy, 199-210 New York
- Dodt, E., 1952. Mode of action of warm receptors. Zottermann, Y.; Acta physiol. scand. 26, 345-357
- Douglas, W.W., 1960. The role of nonmyelinated fibers in signalling coolin' of the skin. Ritchie, J.M., Straub, R.W.; J. Physiol. (Lond.) 150, 266-283
- Donaldson, H.H., 1885. On the temperature sense. Mind, 10, 399-416
- Dubner, R., 1974. Responses of facial cutaneous thermosensitive and mechanosensitive Sumino, R.; afferent fibers in the monkey to Starkman, S.; noxious heat stimulation, in: J.J. Bonica (ed.) Advances in Neurology Vol. IV, Paris-New York
- Duclaux, R., 1972. The temperature sensitivity of the type I slowly adapting mechanoreceptors in cats and monkeys. Kenshalo, D.R.; J. Physiol., 224, 647-664

- v. Düring, M.; 1974. The radiant heat receptor and other tissue receptors in the scales of the upper jaw of boa constrictor Z.Anat.Entwickl.Gesch. 145, 299-319
- Ebaugh jr., F.G., 1950. Influence of various environmental temperatures on the cold and warmth thresholds. J.appl.Physiol., 3, 173-182
- Thauer, R.;
- Eichler, W.; 1930. Über die Reaktionszeiten bei Schmerzreizen. Z. Sinnesphysiologie, 60, 325-333
- Eijkman, E.G., 1968a. Psychophysical properties which can be related to electrophysiological data., in: D.R. Kenshalo (ed.) The Skin Senses 160-176, Springfield Illinois
- Vendrik, A.J.H.;
- Eijkman, E.G., 1968 b. Psychophysical properties determined with internal noise in: D.R. Kenshalo (ed.) The Skin Senses 178-194, Springfield Illinois
- Vendrik, A.J.H.;
- v. Frey, M.; 1895. Beiträge zur Sinnesphysiologie der Haut. Ber. sächs.Ges.Wiss., math.-phys. Cl. 47, 166-184
- Fruhstorfer, H., 1974. A simple Thermode for rapid temperature changes, Pflügers Arch. 349, 83-85
- Detering, I.;
- Fruhstorfer, H., 1973. Thermal cutaneous afferents in the cat's trigeminal nucleus. Naturwiss., 60, 209
- Hensel, H.;
- Fruhstorfer, H., 1974. Dissociated loss of cold and warm sensibility during regional anaesthesia. Pflügers Arch. 349, 73-82
- Zenz, M.,
- Nolte, H.,
- Hensel, H.;
- Geldard, F.A.; 1972. The human Senses. New York
- Gilsbach, C.; 1949. Die Wirkung großflächiger Temperaturreize von verschiedener Steilheit. Inaug.Diss. Heidelberg

- Goldscheider, A.; 1884. Die spezifische Energie der Temperaturnerven, Mh. prakt. Derm., 3, 198-208
- Hagen, E.,
Knoche, H.,
Sinclair, D.C.,
Weddell, G.; 1953. The role of specialised nerve terminals in cutaneous sensibility. Proc.Roy.Soc. B, Vol. 141, 279-287
- Hardy, J.D.,
Oppel, T.W.; 1938. Studies in temperature sensation IV. The stimulation of cold sensation by radiation. J. clin. invest., 17, 771-778
- Head, H.; 1905. The afferent nervous system from a new aspect. Brain, 28, 99-116
- Hellon, R.F.,
Misra, N.K.; 1973 a. Neurones in the dorsal horn of the rat responding to scrotal skin temperature changes. J. Physiol. (Lond.), 232, 375-388
- Hellon, R.F.,
Misra, N.K.; 1973 b. Neurones in the ventrobasal complex of the rat thalamus responding to scrotal skin temperature changes. J.Physiol. (Lond.) 232, 389-399
- Hellon, R.F.,
Misra, N.K.,
Provins, K.A.; 1973. Neurones in the somatosensory cortex of the rat responding to scrotal skin temperature changes. J.Physiol. (Lond.) 232, 401-411
- Hensel, H.; 1950. Temperaturempfindung und intrakutane Wärmebewegung. Pflügers Arch. 252, 165-215
- Hensel, H.; 1952. Physiologie der Thermorezeption. Ergebn. Physiol., 47, 166-368
- Hensel, H.; 1961. Spezifische und unspezifische Rezeptorfunktionen peripherer Nervenendigungen. Pflügers Arch. 273, 543-561

- Hensel, H.; 1963. Electrophysiology of thermo-sensitive nerve endings in: E.M. Herzfeld, (ed.) Temperature, Vol.III, Biology and Medicine, section ed. J.D. Hardy, 191-198, New York
- Hensel, H.; 1973 a. Cutaneous Thermoreceptors in: A. Iggo (ed.) Handbook of Sensory Physiology Vol. II., Somatosensory System, 79-100, Bonn-Heidelberg-New York.
- Hensel, H.; 1973 b. Neural processes in thermoregulation. *Physiol. Rev.* 53, 948-1017
- Hensel, H.; 1974. Thermoreception. *Ann.Rev. Physiol.* 36, 233-249
- Hensel, H.,
Andres, K.H.
v. Düring, M.; 1974. Structure and Function of Cold Receptors. *Pflügers Arch.* 352, 1-10
- Hensel, H.,
Boman, K.K.A.; 1960. Afferent impulses in cutaneous sensory nerves in human subjects. *J. Neurophysiol.*, 23, 564-578
- Hensel, H.,
Iggo, A.; 1971. Analysis of cutaneous warm and cold fibres in Primates. *Pflügers Arch.*, 329, 1-8
- Hensel, H.,
Zottermann, Y.; 1951. The responses of mechanoreceptors to thermal stimulation. *J. Physiol. (Lond.)* 115, 16-25
- Hensel, H.,
Iggo, A.,
Witt, I.; 1959. Cutane Thermorezeptoren mit marklosen afferenten Fasern. *Pflügers Arch.* 270, 82-83
- Hensel, H.,
Iggo, A.,
Witt, I.; 1960. A quantitative study of sensitive cutaneous thermoreceptors with afferent C-Fibres. *J. Physiol. (Lond.)*, 153, 113-126

- Hensel, H.,
Ström, L.,
Zottermann, Y.; 1951. Electrophysiological measurements of depth of thermoreceptors. J. Neurophysiol., 14, 423-429
- Hering, M.E.; 1877. Grundzüge einer Theorie des Temperatursinns. Sitzungsber. Akad.-Wiss.-Wien, math.-nat.Kl. 75, III, 101-135
- Iggo, A.; 1959. Cutaneous heat and cold receptors with slowly conducting (C) afferent fibres. Quart.J.exp. Physiol. 44, 362-370
- Iggo, A.; 1962. An electrophysiological analysis of afferent fibres in primate skin. Acta neuroveg., 24, 225-240
- Iggo, A.,
Muir, A.R.; 1969. Structure and function of a slowly adapting touch corpuscle in hairy skin. J.Physiol. (Lond.), 200, 763-796
- Iriuchijima, I.,
Zottermann, Y.; 1960. The specificity of afferent cutaneous C-fibres in mammals. Acta physiol. scand. 42, 267-278
- Järvilehto, T.; 1973. Neural coding in the temperature sense. Inaug. Diss. Helsinki
- Jenkins, W.L.; 1938. Studies in thermal sensitivity, 4. minor contributions. J.exp. Psychol., 22, 178-185
- Johnson, K.O.,
Darian-Smith, I.,
La Motte, C.; 1973. Peripheral neural determinants of temperature discrimination in man: a correlative study of responses to cooling the skin. J. Neurophysiol., 36, 347-370
- Jones, F.N.; 1940. The chronaxy of cold and warmth. Amer.J.Psychol. 53, 216-228

- Kenshalo, D.R.; 1960. Comparison of thermal sensitivity of the forehead, lip, conjunctiva, and cornea. J.appl.Physiol. 15, 987-991
- Kenshalo, D.R.; 1968. Behavioural and electrophysiological responses of cats to thermal stimuli, in: D.R. Kenshalo (ed.) The Skin Senses, 400-422 Springfield Illinois
- Kenshalo, D.R.; 1970. Psychophysical studies on temperature sensitivity, in: W.D. Neff (ed.) Contributions to Sensory Physiology, Vol. 4. 19-74 New York
- Kenshalo, D.R.; 1971. Neural correlates of behavioural responses to thermal stimuli in the cat. Proc. intern.Union. of Physiol. sci., Vol. VIII, 64-65
- Kenshalo, D.R., Brearly, E.A.; 1970. Electrophysiological measurements of the sensitivity of cat's upper lip to warm and cold stimuli. J.comp.Physiol.Psychol., 70, 5-14
- Kenshalo, D.R., Nafe, J.P.; 1963. The peripheral basis of temperature sensitivity in man in: E.M. Herzfeld (ed.) Temperature Vol. III, Biology and Medicine, section ed. J.D.Hardy 234- 238, New York
- Kenshalo, D.R., Hensel, H., Graziadei, P., Fruhstorfer, H.; 1971. On the anatomy, physiology and psychophysics of the cat's temperature sensing system in: R. Dubner, Y.Kawamura (eds.) Oral-Facial Sensory and Motor Mechanisms, 23-45, New York
- Knibestøl, M., Vallbo, A.B.; 1970. Single unit analysis of mechanoreceptor activity from the human glabrous skin. Acta physiol. scand., 80, 178-195
- Konietzny, F., Hensel, H.; 1975. Warm fiber activity in human skin nerves. Pflügers Arch. 359, 265-267

- Landgren, S.; 1957 a. Cortical reception of cold impulses from the tongue of the cat. Acta physiol. scand., 40, 202-209
- Landgren, S.; 1957 b. Convergence of tactile, thermal and gustatory impulses on single cortical cells. Acta physiol. scand. 40, 210-267
- Laursen, A.M.; 1972. Thermal thresholds in man and monkey. Exp. Neurol, 34, 25-32
- Lele, P.P.,
Sinclair, D.C.; 1955. Observations in the reaction time to cutaneous thermal stimuli. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr. 18, 120-124
- Libet, B.; 1973. Electrical stimulation of cortex in human subjects in: A. Iggo (ed.) Handbook of Sensory Physiology Vol. II, Somatosensory System 743-790, Bonn-Heidelberg-New York
- Loftus, R.; 1966. Cold receptor on the antenna of periplaneta americana. Z.vergl. Physiol., 52, 380-385
- Maréchaux, E.W.,
Schäfer, K.E.; 1949. Über Temperaturempfindungen bei Einwirkung von Temperaturreizen verschiedener Steilheit auf den ganzen Körper. Pflügers Arch. 251, 705-784
- Martin III., H.F.,
Manning, J.W.; 1971. Thalamic 'warming' and cooling units responding to cutaneous stimulation. Brain Res. 27, 377-381
- Melzack, R.,
Wall, P.D.; 1962. On the nature of Cutaneous sensory mechanisms. Brain, 85, 331-356
- Melzack, R.,
Rose, G.,
McGinty, D.; 1962. Skin sensitivity to thermal stimuli. Exp. Neurol., 6, 300-314

- Müller, J.; 1838. Handbuch der Physiologie des Menschen. 2nd ed. Coblenz
- Mountcastle, V.B.; 1957. Modality and topographic properties of neurones of cat's somatic sensory cortex. J. Neurophysiol., 20, 408-437
- Näätänen, R.; 1971. Non aging foreperiods and simple reaction time. Acta Psychol. 35, 316-327
- Nafe, J.P.; 1927. The psychology of felt experience. Amer.J.Psychol., 39, 367-389
- Nafe, J.P.; 1929. A quantitative theory of feeling. J.gen.Psychol., 2, 199-210
- Nafe, J.P., 1934. Pressure, pain and temperature senses in: C.A. Murchinson (ed.), A Handbook of general experimental Psychology. 1037-1087, Worcester Mass. Clark university press.
- Nafe, J.P., 1962. Somesthetic senses. Ann.Rev.Psychol., 13, 201-224
- Kenshalo, D.R.;
- Nafe, J.P., 1937. The dependences of cold upon Wagoner, K.S.; vascular action. Studies with nerve block. Amer.J.Psychol. 49, 636
- Nagaki, J., Neural responses of cat to taste Yamashita, I., stimuli of varying temperatures. Sato, M.; Jap.J.Psychol. 14, 67-89
- Perl, E.R.; 1971. Functional specificity of cutaneous sense organs. Proc. intern.Union of Physiol.sci., Vol. VIII, 138-139
- Peter, H.; 1975. Corticale Reaktionspotentiale auf Temperaturreize beim Menschen Inaug. Diss. Marburg

- Poulos, D.A.; 1971 a. Central processing of peripheral temperature Proc. intern. Union Physiol.sci., Vol. VIII, 86-87
- Poulos, D.A.; 1971 b. Trigeminal temperature mechanisms in: R. Dubner, Y. Kawamura (eds.), Oral-Facial Sensory and Motor Mechanisms. New York 47-66
- Poulos, D.A., Benjamin, R.M.; 1968. Response of thalamic neurons to thermal stimulation of the tongue J. Neurophysiol. 31, 28-43
- Poulos, D.A., Lende, R.A.; 1970 a. Response of trigeminal ganglion neurons to thermal stimulation of oral-facial regions I. Steady state response. J. Neurophysiol. 33, 508-517.
- Poulos, D.A., Lende, R.A.; 1970 b. Response of trigeminal ganglion neurons to thermal stimulation of oral-facial regions II. Temperature change response. J. Neurophysiol., 33, 518-526
- Rein, H.; 1925. Über die Topographie der Warmempfindung. Z.Biol., 32, 513-535
- Riley, W.H.; 1894. A study of the temperature sense. J.nerv. ment.Dis., 21, 549-566
- Sanders, A.F., Wertheim, A.H.; 1973. The relation between physical stimulus properties and effect of foreperiod duration on reaction time. Quart. J.exp.Psychol. 25, 201-206
- Schmidt, W.G., Fruhstorfer, H.; 1975. Neurons in the trigeminal nucleus of the cat responding to cutaneous thermal stimulation Pflügers Arch. Suppl. to 355, R 104
- Simon, E.; 1974. Temperature Regulation: The spinal cord as a site of extrahypothalamic thermoregulatory functions. Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. Vol. 74, Springer Heidelberg-Berlin

- Sinclair, D.C.; 1955. Cutaneous sensation and the doctrine of specific energy. Brain, 78, 584
- Sinclair, D.C. 1967. Cutaneous sensation. London, New York, Toronto.
- v. Skramlik, E.; 1937. Psychophysiologie des Temperatursinnes, in: Psychophysiologie der Tastsinne Arch.f.d.ges. Psychol., Erg.Bd. 4, 244-366
- Snyder, W.S. (ed.); 1975, Report of the Task group on reference Man, Pergamon Press Oxford-New York-Toronto
- Sommer, G.; 1900. Sitz ber.med.Ges.Würzburg 27. XI
- Stevens, J.C., 1960. Warmth and cold: dynamics of
Stevens, S.S.; sensory intensity. J.exp.Psychol., 60, 183-192
- Stevens, J.C., 1963. The dynamics of subjective
Stevens, S.S.; warmth and cold: in: E.M.Herzfeld (ed.) Temperature, Vol. III, Biology and Medicine, section ed. J.D.Hardy 239-243 New York
- Stolwijk, J.A.J.,
Wexler, I.; 1971. Peripheral nerve activity in response to heating the cat's skin. J.Physiol. (Lond.), 214, 377-392
- Strughold, H.,
Porz, R.; 1931. Die Dichte der Kaltpunkte auf der Haut des menschlichen Körpers. Z.Biol. 21, 563-571
- Thunberg, T.; 1901. Untersuchungen über die relative Tiefenlage der Kälte-, Wärme- und schmerzpercipierenden Nervenenden in der Haut und über das Verhältnis der Kältenervenenden gegenüber Wärmereizen. Skand.Arch.Physiol. 11, 382-435

- Torebjörk, H.E.; 1974. Afferent C-Units Responding to mechanical, thermal and chemical stimuli in human non-glabrous skin. *Acta physiol. scand.* 374-390
- Torebjörk, H.E.,
Hallin, R.G.; 1972. Activity in C-fibres correlated to perception in man in: C. Hirsch, Y. Zottermann (eds.) *Cervical Pain*, 171-177. Oxford
- Vintschgau, M.,
Steinach, E.; 1887. Über die Reaktionszeit von Temperaturempfindungen. *Pflügers Arch.* 41, 376
- Wall, P.D.; 1960. Cord cell responding to touch, damage and temperature of skin. *J. Neurophysiol.*, 23, 197-210
- Werner, G.
Mountcastle, V.B.; 1965. Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents. *J. Neurophysiol.*, 28, 359-397
- Wilcoxon, F.,
Wilcox, R.A.; 1964. The Wilcoxon Signed Rank Test in: Some rapid approximative statistical procedures. *Lederle Laboratories New York*
- Witt, I.; 1959. Untersuchungen zur Spezifitätsfrage. *Pflügers Arch.* 270, 31
- Witt, I.,
Hensel, H.; 1959. Afferente Impulse aus der Extremitätenhaut der Katze bei thermischer und mechanischer Reizung. *Pflügers Arch.* 268, 582-596
- Zottermann, Y.; 1933. Studies in the peripheral nervous mechanism of pain. *Acta med. scand.* 80, 185
- Zottermann, Y.; 1936. Specific action potentials in the lingual nerve of the cat. *Skand. Arch. Physiol.* 75, 105-109

Lebenslauf

- 12.5.1949 geboren in Gossfelden/Krs. Marburg
Eltern: Dr. med. Martin Pfaff
und Ruth Pfaff geb. Erbe
- 1955-1959 Volksschule in Gossfelden
- 1959-1967 Gymnasium Philippinum in Marburg
- 17.6.1967 Abitur am Gymnasium Philippinum
- WS 1967 Beginn des Medizinstudiums an der
Universität Marburg
- 12.7.1973 Staatsexamen an der Philippsuniversität Marburg
- Sept. 1973 Medizinalassistentenzeit in Physiologie,
- Okt. 1974 Medizinische Klinik Marburg,
Chirurgische Klinik Marburg
- seit
- Dez. 1974 wiss. Angestellter am Physiologischen
Institut für den SFB 122

Ich danke Herrn Prof. Fruhstorfer für die Stellung des Themas, für seine Anleitung und Unterstützung.

Frau J. Missler danke ich besonders für die gewissenhafte Hilfe während der Untersuchung, sowie für die sorgfältige Anfertigung der Abbildungen.

Meine akademischen Lehrer waren die Damen und Herren Professoren und Dozenten:

Amon, Arndt, Barthelmai, Berendes, Bichler, Bommer, Braasch, Buchholz, Daume, Dimroth, Dittrich, Dölle, Dombrowski, Doss, Engelhardt, Exner, Ehrhardt, Eschenbach, Friederich, Ganz, Golenhofen, Graul, Habermehl, Hamelmann, Hardewig, Havemann, Heene, Hensel, Hering, Hess, Heuser, Hohorst, Hort, Ihm, Jacob, Joseph, Kaffarnik, Karlson, Knauß, Koch, Köbler, Koecke, Koransky, Korb, Kühnel, Kuni, Kunz, Lange, Linneweh, Lütcke, Mahr, Mannheim, Martini, Massarat, Neurath, Nöth, Oepen, Petry, Portig, Pots, Reim, Riecken, Rodeck, Rohen, Seidel, Schiff, Schleyer, Schmid, Schmitz-Moormann, Schulte-Hermann, Siegert, Stockhausen, Straub, Strohmeier, Stuke, Stutte, Uhlarik, Voss, Walcher, Weber, Wehrmeier, Wendt, Wesemann, Wiegandt, Willenbockel, Zilliken.

